

УДК 569.742.7:551.793(477.75)

ГЕПАРД *ACINONYX PARDINENSIS* (FELIDAE, CARNIVORA) ИЗ РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА КРЫМА (ПЕЩЕРА ТАВРИДА)

© 2024 г. Д. О. Гимранов^{1, *}, Х. Мадурелл-Малапейра², Ц. Цзянцзуо³,
А. В. Лавров⁴, академик РАН А. В. Лопатин⁴

Поступило 28.05.2024 г.

После доработки 25.06.2024 г.

Принято к публикации 30.06.2024 г.

Из раннеплейстоценового местонахождения в пещере Таврида (Крым, поздний виллафранк, около 1.8–1.5 млн л.н.) описан фрагмент нижнечелюстной кости *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828). Это первая находка рода *Acinonyx* в плейстоцене Крыма. Наряду с другими кошачьими, такими как *Homotherium*, *Megantereon*, *Panthera*, *Lynx* и *Puma*, гепарды были типичными представителями поздне-виллафранкских фаун Евразии. В местонахождении Таврида *Acinonyx pardinensis* обнаружен совместно с *Homotherium crenatidens*, *Megantereon adroveri* и *Lynx issiodorensis*.

Ключевые слова: *Acinonyx pardinensis*, кошачьи, поздний виллафранк, пещера Таврида, Крым

DOI: 10.31857/S2686738924050125

Появление рода *Acinonyx* Brookes, 1828 регистрируется в ископаемой летописи на уровне примерно 4 млн л.н. в Африке [1, 2]. С этой датировкой согласуются молекулярно-генетические данные, по которым линия гепардов и пум, включающая современных *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775), *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) и *P. yagouaroundi* (Geoffroy, 1803), появилась в начале позднего миоцена, а в раннем плиоцене (в пределах 5–4 млн л.н.) произошло разделение *Acinonyx* и *Puma* [3, 4]. В Африке известны находки двух видов рода *Acinonyx*: *A. pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) и *A. jubatus*. В раннем плейстоцене *A. pardinensis* был широко распространен также в Евразии [5]. Ископаемые находки *A. jubatus* происходят только из Африки и датируются возрастом от 3.0 до 1.8 млн л.н. (хотя некоторые имеют спорный видовой статус) [2, 6].

¹Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук,
Екатеринбург, Россия

²Факультет наук о Земле, Флорентийский университет,
Флоренция, Италия

³Ключевая лаборатория эволюции позвоночных
и происхождения человека Китайской академии наук,
Институт палеонтологии позвоночных
и палеоантропологии Китайской академии наук,
Пекин, Китай

⁴Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: djulfa250@rambler.ru

Acinonyx pardinensis, как и современный *A. jubatus*, по-видимому, мог развивать большую скорость бега, что связано с уникальной локомоторной адаптацией рода *Acinonyx*. При этом по размерам и массе тела (60–120 кг) *A. pardinensis* существенно превосходил *A. jubatus* и мог охотиться на добычу весом до 100 кг [2]. Некоторые авторы считают, что все плейстоценовые находки *Acinonyx* в Евразии принадлежат *A. pardinensis* [2, 5, 7, 8]. Однако новейшие исследования [9] показывают, что *A. pardinensis* населял Евразию на протяжении конца плиоцена и большей части раннего плейстоцена (2.8–1.3 млн л.н.), тогда как в конце раннего и начале среднего плейстоцена (1.3–0.6 млн л.н.) на этом континенте обитал *A. pleistocaenicus* (Zdansky, 1925), самый крупный представитель рода. В коротком промежутке среднего плейстоцена (около 0.5 млн л.н.) в Евразии также отмечен сравнительно мелкий *A. intermedius* Thenius, 1954 [9].

Помимо *Acinonyx*, в позднем виллафранке в Европе обитали и другие кошки весом более 10 кг, которые принадлежали к родам *Homotherium*, *Megantereon*, *Panthera*, *Lynx* и *Puma* [9, 10]. Эти различные по своим адаптациям животные делили трофические ниши крупных хищников, и гепарды, судя по всему, успешно конкурировали с остальными кошачьими.

Богатая поздневиллафранкская фауна позвоночных из пещеры Таврида в центральном Крыму датирована ранним плейстоценом (MQ1,

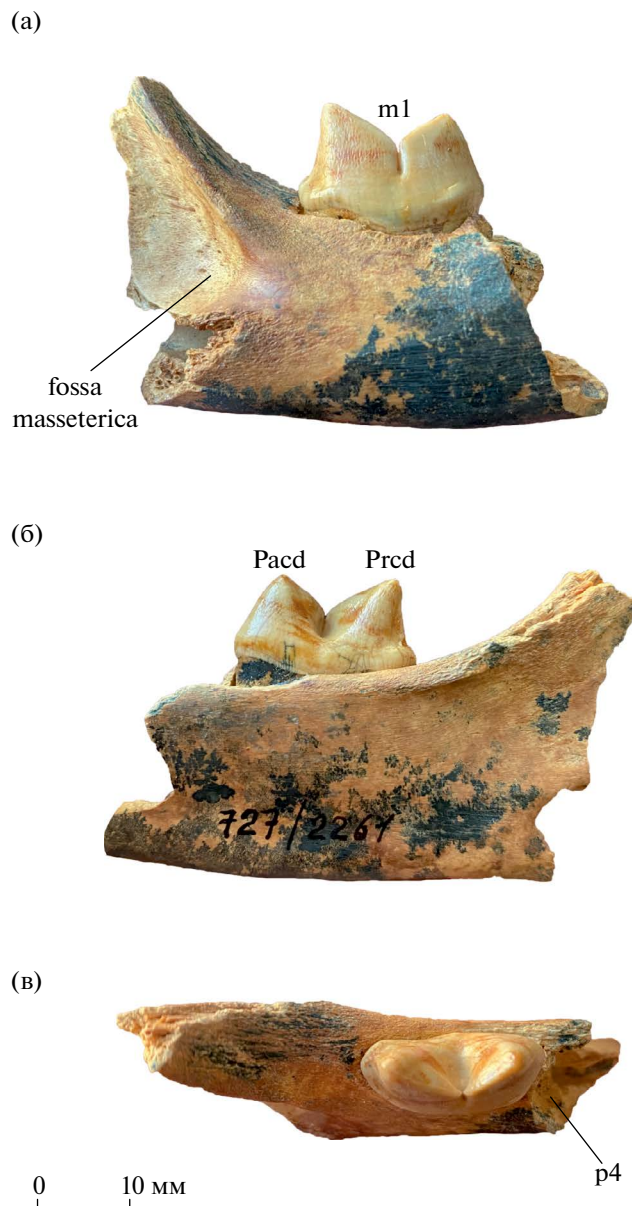


Рис. 1. *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828), экз. ИЭРЖ, № 727/2261, фрагмент правой нижнечелюстной кости с m1: а — с буккальной стороны, б — с лингвальной стороны, в — с окклюзиальной стороны; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен. Обозначения: m1 — нижний хищнический зуб m1; p4 — альвеола заднего корня последнего нижнего предкоренного зуба p4; Pacd — параконид m1; Prcd — протоконид m1.

около 1.8–1.5 млн л.н.) [11]. Кошачьи представлены в пещере Таврида *Homotherium crenatidens* (Fabrini, 1890), *Megantereon adroveri* Pons-Moyà, 1987, *Lynx issiodorensis* (Croizet et Jobert, 1828) [12] и описываемой ниже находкой *A. pardinensis*. Ранее ископаемых остатков *Acinonyx* в Крыму не отмечалось, а всего в России были известны лишь две

находки *A. pardinensis* из раннеплейстоценовых (хапровских) местонахождений Северного Приазовья [13].

Описываемый материал из пещеры Таврида представлен фрагментом правой нижнечелюстной кости (экз. ИЭРЖ, № 727/2261, сборы 2022 г.). Образец хранится в музее Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН (ИЭРЖ), Екатеринбург. Для сравнения были изучены коллекции *A. pardinensis* из виллафранкских местонахождений Этуэр, Сен-Валье (Франция), Унтермасфельд (Германия) и Вильярройя (Испания), хранящиеся в коллекциях Каталонского института палеонтологии Микеля Крусифона в Сабаделе, Испания (IPS), Музея естествознания и антропологии в Лионе, Франция (StV), и Научно-исследовательской станции четвертичной палеонтологии в Веймаре, Германия (IQW). Кроме того, были изучены материалы по *Puma pardoides* (Owen, 1846) из виллафранкских местонахождений Ла-Пуэбла-де-Вальверде, пещера Виктория (Испания), Тассо (Италия), Странска Скала (Чехия), Сен-Валье и Унтермасфельд, хранящиеся в тех же коллекциях, а также в Музее палеонтологии Флорентийского университета, Флоренция, Италия (IGF).

Измерения проводились штангенциркулем с точностью до 0.01 мм по ранее предложенной схеме [9]. Анализ главных компонент и построение графика выполнены в программе Past 4.0 (Sytle Studio).

Фрагмент правой нижнечелюстной кости (экз. ИЭРЖ, № 727/2261) содержит нестертый m1 и часть задней альвеолы p4; передняя часть горизонтальной ветви утрачена, восходящая ветвь обломана на уровне нижнечелюстного отверстия (foramen mandibulae). Нижнечелюстное отверстие высокое, с округлым передним краем. Край области прикрепления медиальной порции височной мышцы (musculus temporalis pars medialis) на медиальной стороне основания венечного отростка хорошо выраженный, рельефный. Его передняя часть доходит до уровня заднего выступа m1, вентрально рельеф области крепления височной мышцы не распространяется. Горизонтальная ветвь нижнечелюстной кости в сохранившейся области достаточно высокая и массивная. Передняя часть массетерной впадины (fossa masseterica) имеет плавное поднятие и сглаженный рельеф. Передний край массетерной впадины находится немного дистальнее заднего края m1.

Нижний хищнический зуб m1 массивный, передняя стенка параконида наклонена назад, хищническая вырезка хорошо выражена. Протоконид выше и массивнее параконида. На буккальной и лингвальной сторонах зуба эмаль струйчатая. Короткий, но отчетливый цингулид имеется под параконидом с буккальной стороны и в задней части коронки

с лингвальной стороны. Заднее лезвие протокониды отчетливо выражено, раздваивается у основания. В задней части основания коронки имеется отчетливый выступ, сходный с рудиментом талонида. На лингвальной стенке основания коронки между параконидом и протоконидом напротив хищнической вырезки (вид с окклюзиальной стороны) имеется небольшая выпуклость, дистальнее которой лингвальный край отчетливо прогнутый.

Размеры m1 и нижней челюсти приведены в табл. 1.

Из сравнения можно исключить представителей Machairodontinae ввиду их значительных отличий в форме и размерах m1 (см. [14, 15]). Размеры m1 и нижней челюсти рыси *Lynx issiodorensis* [16] не перекрываются с соответствующими параметрами плейстоценовых гепардов [9]. Самые древние остатки *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758) в Европе происходят из нижнего плейстоцена пещеры Валлоне во Франции (возраст около 1.2 млн л.н.); в более древних отложениях леопард не отмечен [17].

В Европе на протяжении раннего и среднего плейстоцена одновременно обитали *Acinonyx pardinensis* и *Panthera gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), их остатки обнаружены совместно минимум в семи местонахождениях [8]. Несмотря на то, что *Panthera gombaszoegensis* m1 пантер иногда демонстрирует довольно мелкие размеры [18, 19], попадающие в пределы изменчивости размеров m1 гепардов. Однако даже самые мелкие изученные особи *Panthera gombaszoegensis* (из местонахождения Эскель во Франции) по высоте нижней челюсти за m1 (пределы 26.2–33.0 мм, 6 экз., по [18]) заметно превосходят *A. pardinensis* из Тавриды (24.3 мм, см. табл. 1).

В связи с вышеизложенным, в табл. 1 приведено сравнение размеров *A. pardinensis* (длины и ширины m1, длины параконида и протокониды m1, высоты нижней челюсти за m1) и *Puma pardoides*, плейстоценового вида среднеразмерных кошек, морфологически и генетически достаточно близкого к гепардам. Распределение образцов

Таблица 1. Размеры m1 и высота нижней челюсти *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) и *Puma pardoides* (Owen, 1846), в мм

Вид	Местонахождение	Коллекция, экз.	Lm1	Wm1	Lm1pa	Lm1pr	H/m1
<i>A. pardinensis</i>	Этуэр	IPS 17126 M-15	24.37	10.58	11.92	12.67	30.96
<i>A. pardinensis</i>	Сен-Валье	IPS 17102 QSV1126	20.06	11.49	10.60	10.10	21.74
<i>A. pardinensis</i>	Сен-Валье	StV 272	19.00	9.60	10.10	8.90	25.80
<i>A. pardinensis</i>	Сен-Валье	StV 20161828	20.70	10.60	10.50	11.80	29.10
<i>A. pardinensis</i>	Сен-Валье	StV 161822	19.00	10.90	10.20	11.95	26.50
<i>A. pardinensis</i>	Сен-Валье	StV 161822	19.80	11.10	9.10	11.50	27.30
<i>A. pardinensis</i>	Сен-Валье	StV 20161819	18.50	9.30	10.10	9.20	26.00
<i>A. pardinensis</i>	Унтермасфельд	IQW 1980/15503	23.90	10.30	11.20	10.50	33.00
<i>A. pardinensis</i>	Унтермасфельд	IQW 1980/15503	23.40	10.00	11.10	10.20	32.80
<i>A. pardinensis</i>	Вильярройя	IPS 35087	21.44	8.86	12.41	11.37	29.54
<i>A. pardinensis</i>	пещера Таврида	ИЭРЖ, № 727/2261	20.90	9.50	10.70	12.10	24.30
<i>P. pardoides</i>	пещера Виктория	IPS 4144	18.59	8.90	11.26	7.59	—
<i>P. pardoides</i>	Ла-Пуэбла-де-Вальверде	IPS 36127	19.80	8.90	12.40	8.50	—
<i>P. pardoides</i>	Сен-Валье	StV 161854	18.70	8.30	10.50	9.10	28.30
<i>P. pardoides</i>	Сен-Валье	StV 161853	15.60	7.60	6.60	8.80	23.40
<i>P. pardoides</i>	Сен-Валье	StV 161855	18.40	8.00	8.70	9.10	27.70
<i>P. pardoides</i>	Сен-Валье	StV 137	16.30	7.80	9.80	8.50	—
<i>P. pardoides</i>	Сен-Валье	StV 138	18.90	8.20	10.06	8.98	—
<i>P. pardoides</i>	Странска Скала	Без номера	17.00	8.40	—	—	—
<i>P. pardoides</i>	Тассо	IGF 851	22.10	10.10	12.30	11.60	34.30
<i>P. pardoides</i>	Унтермасфельд	IQW 1983/18556	16.90	7.90	10.50	8.20	26.00

Сокращения: H/m1 – высота нижней челюсти за m1; Lm1 – длина m1; Lm1pa – длина параконида m1; Lm1pr – длина протокониды m1; Wm1 – ширина m1; организации: IGF – Музей палеонтологии Флорентийского университета, Флоренция, Италия; IPS – Каталонский институт палеонтологии Микеля Крусифона, Сабадель, Испания; IQW – Научно-исследовательская станция четвертичной палеонтологии в Веймаре, Германия; StV – коллекция Сен-Валье Музея естествознания и антропологии в Лионе, Франция

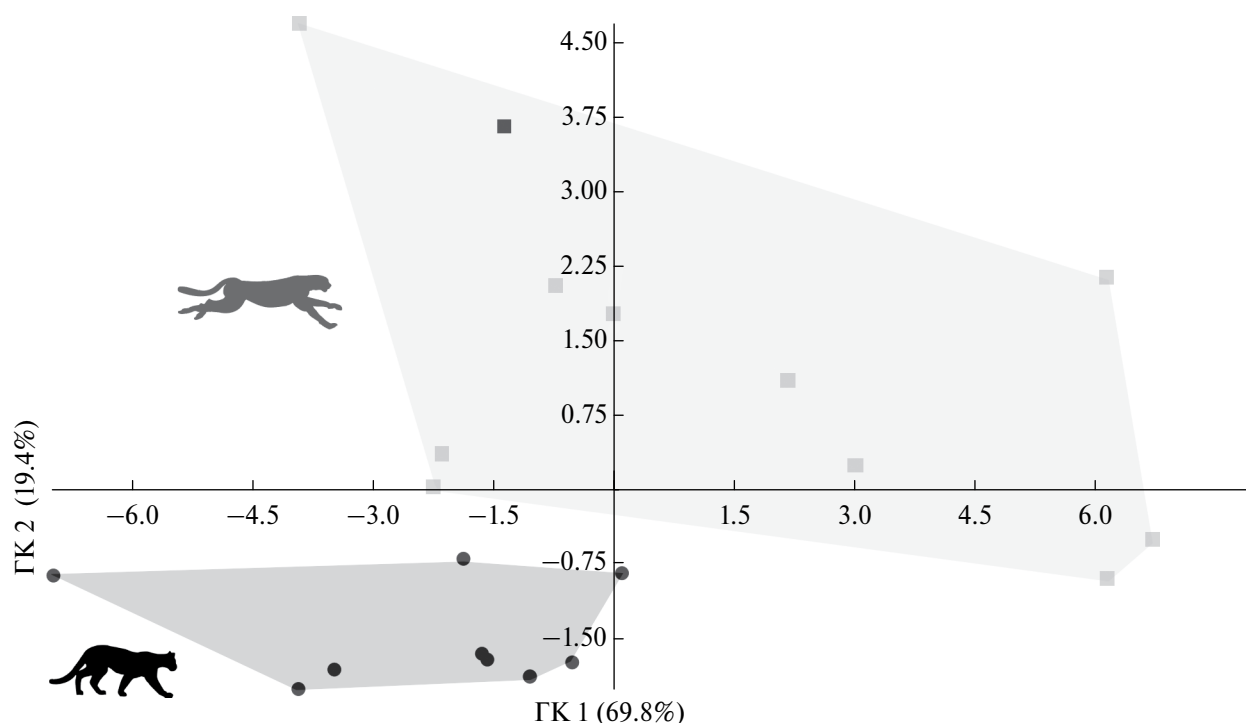


Рис. 2. Распределение образцов (см. табл. 1) *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) и *Puma pardoides* (Owen, 1846) в пространстве двух главных компонент. Круги — *P. pardoides*; квадраты — *A. pardinensis*: серые — экземпляры из различных местонахождений Европы, черный — экз. ИЭРЖ, № 727/2261 из пещеры Таврида.

в пространстве двух главных компонент представлено на рис. 2, где экземпляры *A. pardinensis* образуют облако, не перекрывающееся с таковым *Puma pardoides*. Экз. ИЭРЖ, № 727/2261 из местонахождения Таврида находится в зоне распределения образцов *A. pardinensis* и значительно дистанцирован от зоны *Puma pardoides*.

По морфологии m1 экз. ИЭРЖ, № 727/2261 имеет небольшое сходство с *Puma pardoides* (см. [20]), выраженное в наличии высокого протокониды и значительном наклоне передней стенки паракониды. По другим характеристикам m1 экз. ИЭРЖ, № 727/2261 соответствует *A. pardinensis*. В числе этих признаков более массивный m1, сильнее выраженный задний выступ в основании задней стенки протокониды, хорошо заметные выпуклость и изгиб лингвального края основания коронки. Выпуклость в лингвальной части коронки m1 между параконидом и протоконидом имеется у 85–90% особей *A. pardinensis* [9].

Acinonyx pardinensis в целом демонстрирует тенденцию к наличию более широкого m1, а *Puma pardoides* — более узкого. Также у *Puma pardoides* более грацильная нижняя челюсть с низкой горизонтальной ветвью, тогда как у *A. pardinensis* нижняя челюсть более массивная и высокая. Таким образом, экз. ИЭРЖ, № 727/2261 из Тавриды обладает всеми признаками для его надежной идентификации как

A. pardinensis. Это находка дополняет состав ассоциации крупных хищников фауны пещеры Таврида и является первым свидетельством обитания гепардов в Крыму в раннем плейстоцене.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Г.В. Самохина и Б.А. Вахрушева (Крымский федеральный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь) за помощь в организации и проведении экспедиционных работ в пещере Таврида. Авторы выражают искреннюю благодарность А.Ю. Пузаченко (Институт географии РАН, Москва) за предоставленную информацию о распространении находок раннеплейстоценовых хищных млекопитающих, а также Д.А. Захарову (Уральский федеральный университет имени первого президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург) за техническую помощь.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-14-00214 (“Наземные позвоночные Крыма в раннем плейстоцене”), <https://rscf.ru/project/22-14-00214/>.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В исследовании использовались только ископаемые материалы. Работы с живыми животными не проводились.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

У авторов нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Werdelin L., Lewis M.E. *Koobi for a research project. V. 7. Carnivora*. San Francisco: California Academy of Sciences, 2013.
2. Van Valkenburgh B., Pang B., Cherin M., Rook L. The cheetah: evolutionary history and paleoecology. In: *Cheetahs: biology and conservation*. Amsterdam: Elsevier Inc., 2018. P. 25–32.
3. Schmidt-Küntzel A., Dalton D.L., Menotti-Raymond M. et al. Conservation genetics of the cheetah: genetic history and implications for conservation. In: *Cheetahs: biology and conservation*. Amsterdam: Elsevier Inc., 2018. P. 71–92.
4. Zhang K., Shen X.-L., Liu K.-Z. et al. The modern classification of Felidae – combining molecular phylogeny framework and fossil evidence // *Chinese Journal of Zoology*. 2023. V. 58. № 1. P. 1–29.
5. Cherin M., Iurino D.A., Sardella R., Rook L. *Acinonyx pardinensis* (Carnivora, Felidae) from the Early Pleistocene of Pantalla (Italy): predatory behavior and ecological role of the giant Plio–Pleistocene cheetah // *Quaternary Science Reviews*. 2014. V. 87. P. 82–97.
6. Werdelin L., Peigné S. *Carnivora*. In: *Cenozoic Mammals of Africa*. Berkeley and London: University of California Press, 2010. P. 603–658.
7. Geraads D. How old is the cheetah skull shape? The case of *Acinonyx pardinensis* (Mammalia, Felidae) // *Geobios*. 2014. V. 47. P. 39–44.
8. Cherin M., Iurino D.A., Zanatta M. et al. Synchrotron radiation reveals the identity of the large felid from Monte Argentario (Early Pleistocene, Italy) // *Scientific Reports*. 2018. V. 8. Art. 8338. P. 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26698-6>
9. Jiangzuo Q., Wang Y., Madurell-Malapeira J. et al. Massive early Middle Pleistocene cheetah from eastern Asia shed light onto the evolution of *Acinonyx* in Eurasia // *Quaternary Science Reviews*. 2024. V. 332. Art. 108661. P. 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2024.108661>
10. Hemmer H., Kahlke R.D. New results on felids from the Early Pleistocene site of Untermassfeld. In: *The Pleistocene of Untermassfeld near Meiningen (Thüringen, Germany). Part 5*. Mainz: Verlag des Römisch-Germanischen Zentralmuseums, 2022. P. 1465–1566.
11. Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // *Доклады Академии наук*. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.
12. Gimranov D., Lavrov A., Prat-Vericat M. et al. *Ursus etruscus* from the late Early Pleistocene of the Taurida cave (Crimean Peninsula) // *Historical Biology*. 2023. V. 35. № 6. P. 843–856.
13. Сотникова М.В., Байгушева В.С., Титов В.В. Хищные млекопитающие ханжовского фаунистического комплекса и их стратиграфическое значение // *Стратиграфия. Геологическая корреляция*. 2002. Т. 10. № 4. С. 62–78.
14. Palmqvist P., Torregrosa V., Pérez-Claros J.A. et al. A re-evaluation of the diversity of *Megantereon* (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) and the problem of species identification in extinct carnivores // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2007. V. 27. № 1. P. 160–175.
15. Antón M., Salesa M.J., Galobart A., Tseng Z.J. The Plio-Pleistocene scimitar-toothed felid genus *Homotherium* Fabrini, 1890 (Machairodontinae, Homotherini): diversity, palaeogeography and taxonomic implications // *Quaternary Science Reviews*. 2014. V. 96. P. 259–268.
16. Mecozzi B., Sardella R., Boscaini A. et al. The tale of a short-tailed cat: new outstanding Late Pleistocene fossils of *Lynx pardinus* from southern Italy // *Quaternary Science Reviews*. 2021. V. 262. Art. 106840. P. 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2021.106840>
17. Ghezzi E., Rook L. The remarkable *Panthera pardus* (Felidae, Mammalia) record from Equi (Massa, Italy): taphonomy, morphology, and paleoecology // *Quaternary Science Reviews*. 2015. V. 110. P. 131–151.
18. Bonifay M.F. *Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France*. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, 1971.
19. Mol D., Logchem W. van, Vos J. de. New record of the European jaguar, *Panthera onca gombaszoegensis* (Kretzoi, 1938), from the Plio-Pleistocene of Langenboom (The Netherlands) // *Cainozoic Research*. 2011. V. 8. P. 35–40.
20. Viret J. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme), et sa faune de mammifères villafranchiens // *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*. 1954. V. 4. P. 1–200.

**CHEETAH *ACINONYX PARDINENSIS* (FELIDAE, CARNIVORA)
FROM THE EARLY PLEISTOCENE OF CRIMEA (TAURIDA CAVE)**

**D. O. Gimranov^a, J. Madurell-Malapeira^b, Q. Jiangzuo^c,
A. V. Lavrov^d, Academician of the RAS A. V. Lopatin^d**

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation*

^b*Earth Science Department, University of Florence, Florence, Italy*

^c*Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China*

^d*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

A mandible fragment of *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) is described from the Early Pleistocene locality in the Taurida cave (Crimea, Late Villafranchian, about 1.8–1.5 Ma). This is the first discovery of the genus *Acinonyx* in the Pleistocene of Crimea. Along with other felids, such as *Homotherium*, *Megantereon*, *Panthera*, *Lynx*, and *Puma*, cheetahs were typical representatives of the Late Villafranchian faunas of Eurasia. In the Taurida locality, *Acinonyx pardinensis* is co-occurred with *Homotherium crenatidens*, *Megantereon adroveri*, and *Lynx issiodorensis*.

Keywords: *Acinonyx pardinensis*, felids, Late Villafranchian, Taurida cave, Crimea